REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 735
Tome 66, nº 32. — Décembre 1959

Anatomie et systématique des Mélaniens d'Afrique occidentale *(Moll. Gastropoda)*

par

E. BINDER

Museum d'Histoire naturelle, Genève.

Avec 11 figures dans le texte.

Introduction.

« Mélaniens » est un terme vague que j'emploie à dessein, justement parce qu'il a l'avantage de ne pas prétendre à une exactitude qui ne correspondrait pas à l'état de nos connaissances de ce groupe de Mollusques.

La famille des Mélaniens a été créée par Lamarck en 1812 et définie en 1822, pour les mollusques dont la coquille présente des affinités avec celle de *Melania amarula*. Quoy et Gaimard (1834) décrivirent l'aspect extérieur des animaux d'une dizaine d'espèces provenant d'Indonésie et trouvèrent la famille très homogène. Troschel (1856-63), se basant principalement sur la radula, subdivisa la famille en quatre sous-familles: *Ancyloti*, *Thiarae*, *Pachyli* et *Melaniae*. Haldeman (1863) établit de son côté une famille à part pour les Mélaniens d'Amérique, les *Strepomatidae* (= *Ancyloti* Troschel). L'étude de la radula, qui peut être si révélatrice dans d'autres groupes, n'apporte pas beaucoup de précisions ici, car cet organe est trop uniforme chez les Taenioglosses, et surtout chez les *Cerithiacea*; caractéristique de chaque espèce, il ne donne pas d'indication claire sur les relations entre les groupes importants.

De nombreux auteurs ont fait des tentatives de classification des Mélaniens d'après les caractères plus ou moins futiles dont ils

disposaient: nombre des otolithes, bord du manteau frangé ou non, forme des tentacules et emplacement des yeux, forme de l'ouverture de la coquille, présence ou absence d'une callosité pariétale, en plus de la forme de la coquille et de l'opercule, utilisés dès le début. Fischer et Crosse (1891-92) combinèrent toutes ces données et élaborèrent un système en six sous-familles des *Melaniidae*. Aucun progrès ne fut fait au cours des quarante années suivantes et Thiele (1928-35) reprend les mêmes subdivisions:

1. *Melanatriinae* (= *Pachychilinae* Fischer et Crosse),
2. *Melanopsinae*,
3. *Pleurocerinae* (= *Strepomatinae* Haldeman, = *Ancyloti* Troschel),
4. *Amphimelaniinae* (= *Thiarae* Troschel),
5. *Paludominae* (= *Semisinuae* Fischer et Crosse),
6. *Melaniinae* (= *Melaniae* Troschel).

Plus récemment, la principale contribution des auteurs à la systématique de ce groupe et des groupes voisins a été d'élever les sous-familles et même quelques genres au rang de familles. C'est dire que leur classification, jusqu'à récemment, ne valait guère mieux que celle de 1892.

Bouvier, pourtant, avait déjà fait remarquer en 1887 qu'il n'y a aucune différence morphologique externe qui permette de séparer *Melaniidae* et *Cerithiidae*, par exemple. Il montra que leur système nerveux présentait deux types principaux d'organisation, avec quelques intermédiaires, et que ces deux types se retrouvent l'un et l'autre dans ces deux « familles », ainsi que dans plusieurs autres, d'ailleurs. Depuis lors, c'est devenu un lieu commun de dire que les Mélaniens sont plus différents entre eux que certains *Cerithiidae* ne le sont des Mélaniens; encore faut-il en tirer la conséquence et tenter d'établir une classification meilleure.

La seule tentative réelle est à mon avis celle de Morrison (1952 et 1954) qui taille à travers les systèmes précédents. Elle a l'inconvénient d'être basée sur un seul critère, le mode de reproduction. C'est un critère séduisant et pratique, parce que vérifiable sans dissection, mais il demande à être corroboré, sinon corrigé, par d'autres considérations.

Parmi les *Cerithiacea*, ce sont les familles *Cerithiidae* et *Potamididae* qui ressemblent le plus aux Mélaniens par l'aspect de leur coquille, leur radula et leur anatomie. Morrison (1934) en rapproche aussi les *Modulidae* et les *Planaxidae*. D'autres familles: *Mathildidac*, *Finellidae*, *Abyssochrysidae*, sont trop mal connues pour qu'on puisse établir quelles sont leurs relations avec les Mélaniens.

Les travaux d'anatomie faits sur des Mélaniens et des animaux voisins ont été entrepris, inévitablement, en ordre dispersé, les auteurs ne disposant chacun que d'un matériel zoologique restreint. Avant d'avoir le début d'une vue d'ensemble du groupe et ignorant quels détails pouvaient présenter un intérêt du point de vue comparatif, beaucoup de ces travaux passent à côté de caractéristiques intéressantes tandis que d'autres, très complets (Seshaiya 1934, par exemple) décrivent quantité de détails qui sont communs à la plupart des *Cerithiacea* ou même des Taenioglosses, mais qui n'ont plus besoin d'être répétés. D'autres auteurs s'en tiennent à un seul appareil ou organe, souvent du point de vue de la morphologie fonctionnelle uniquement.

Maintenant qu'il est possible de confronter un certain nombre de ces travaux, les différences morphologiques importantes semblent se dégager.

Je me suis efforcé, dans ce travail, d'observer et de mentionner tous les points de morphologie qui me semblent importants, sans superflu. (Les détails qui ne sont pas mentionnés sont supposés semblables à la description de Seshaiya (1934) pour *Paludomus tanschaurica*.) C'est une contribution à la systématique des Mélaniens dont le but est de tenter d'établir une hiérarchie, serait-elle provisoire, des critères de comparaison utilisables.

Bien que les subdivisions de Thiele ne soient pas satisfaisantes, à défaut de mieux elles peuvent servir provisoirement de repères; c'est pourquoi, dans ce travail, j'emploierai sa nomenclature, qui est la plus répandue.

Le matériel étudié provient, pour la plus grande part, de mes récoltes faites au Centre suisse de Recherche scientifique d'Adiopodoumé, en Côte-d'Ivoire. Les *Cleopatra* m'ont été envoyées par M. J. Daget, chef du laboratoire d'hydrobiologie de Diafarabé (Soudan), et les *Potadoma freethi* par M. Jean-Luc Perret, à Foulassi (Cameroun). Je leur adresse ici mes vifs remerciements.

Anatomie du genre Pachymelania.

Ce genre est classé parmi les *Melaniinae* par Fischer et Crosse et par Thiele, et parmi les *Pleurocerinae* par Morrison. Il ne comprend que trois espèces, toutes ouest-africaines. J'ai pu les étudier toutes les trois et constater que leurs anatomies sont identiques, à quelques détails près.

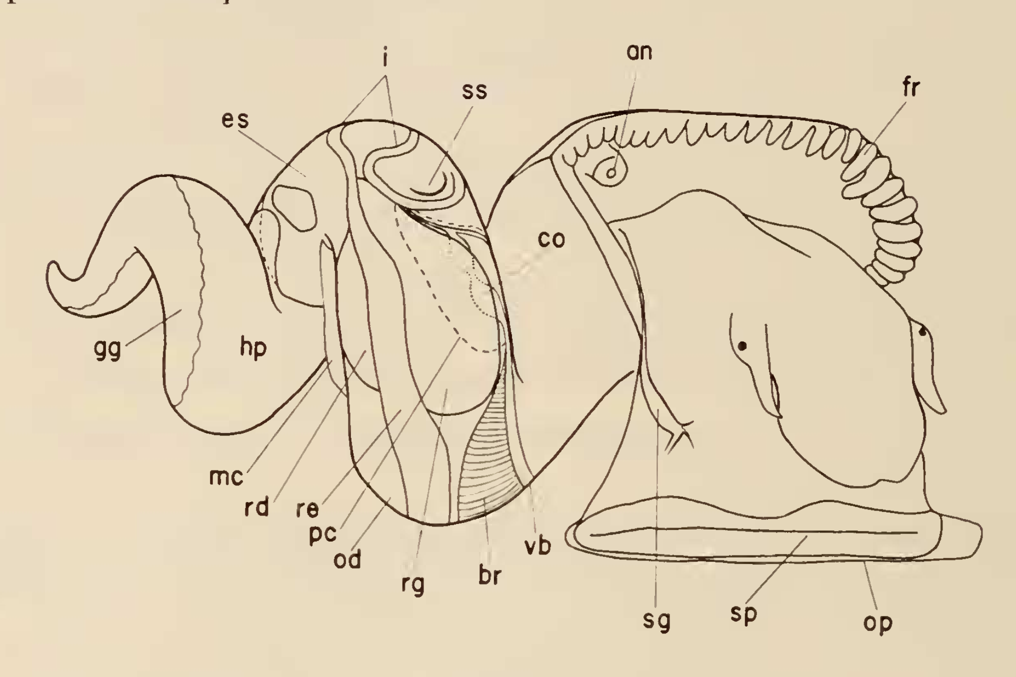


Fig. 1.
Disposition des principaux organes chez *Pachymelania.*

Abréviations utilisées pour toutes les figures :

an, anus; **bc**, bouclier cuticulaire; **bd**, diverticule de la bourse copulatrice; **bm**, bord du manteau; **bo**, bourse copulatrice; **br**, branchie; **bt**, bourrelet; **co**, cœur; **cp**, cavité palléale; **es**, estomac; **fd**, fond lisse de l'estomac; **fr**, franges du manteau; **gg**, glande génitale; **gh**, glande hypobranchiale; **gs**, gouttière collectrice du sperme; **hp**, hépato-pancréas; **i**, intestin; **mc**, muscle columellaire; **o**, osphradium; **od**, oviducte palléal; **œ**, œsophage; **oh**, orifice hépatique; **oœ**, orifice de l'œsophage; **op**, opercule; **os**, orifice de la poche du stylet cristallin; **ov**, ovaire; **pc**, péricarde; **pl**,plafond de l'tomac, plissé transversalement; **py**, ouverture du pylore; **r**, réceptacle séminal; **rd**, partie droite du rein; **re**, rectum; **rg**, partie gauche du rein; **rm**, replis marginaux; **rn**, rein; **rp**, repli principal; **rs**, repli semi-circulaire; **sd**, spermiducte palléal; **sg**, sillon génital externe; **sp**, sole pédieuse; **ss**, poche du stylet cristallin; **tc**, tissu conjonctif; **vb**, veine branchiale; **vs**, vaisseaux et espaces sanguins.

Chez *Pachymelania*, la tête est plutôt petite, avec un mufle plat qui peut prendre une forme allongée et fusiforme. Le pied est rond, il ne porte pas de sillon transversal à sa partie antérieure. La couleur de l'animal est gris clair.

Organes palléaux.

Le bord du manteau est frangé et fait le tour du corps. La cavité palléale occupe environ un tour de spire et s'arrête, sous le début du rein, contre le péricarde. La branchie est bien développée: chez *P. aurita* et *P. byronensis* elle occupe toute la surface dorsale de la cavité palléale à gauche du rectum; chez *P. fusca* elle est plus étroite et se termine avant la fin de la cavité palléale, laissant la place à une



Fig. 2.
Coupe transversale de *Pachymelania aurita* au niveau du rein.
Abréviations, voir p. 738.

surface lisse qui n'est pas particulièrement vascularisée. Il y a d'ailleurs chez cette espèce une variabilité individuelle considérable de l'étendue de la branchie. Les lamelles branchiales sont peu élevées et portent un filament dans le prolongement du côté gauche; une bande de cellules ciliées longe le côté gauche de chaque lamelle sur les deux faces et se continue sur le filament.

L'osphradium est simple et longe la branchie sur environ un tiers de la longueur de la cavité palléale, depuis l'ouverture. La glande hypobranchiale est peu développée.

Le rein s'étale par-dessus une partie du péricarde et le fond de la cavité palléale. Il comprend deux parties: à gauche la partie

sécrétrice, formée d'un sac subdivisé par des septa perpendiculaires à la surface, contenant chacun une lacune sanguine et tapissés d'un épithélium à grosses cellules fortement vacuolisées; à droite, une partie dont la fonction n'est pas connue, mais qui a déjà été remarquée par Soos (1936) chez *Fagotia*. Elle est formée de plis moins nombreux, plus simples et régulièrement parallèles, recouverts d'un épithélium de petites cellules cylindriques très serrées, non ciliées et contenant quelques cellules muqueuses dispersées (fig. 2). Chez *Pachymelania*, ces deux parties du rein sont séparées, en surface, par le passage du rectum.

Tube digestif.

Le tube digestif commence par un bulbe buccal petit, qui n'occupe qu'un faible espace dans la partie antérieure du mufle. La radula, courte et chétive, a été décrite par Troschel (1856-63). Les glandes salivaires sont des tubes allongés et pelotonnés en arrière du bulbe. L'œsophage comporte deux gouttières séparées par des replis: une forte gouttière dorsale, glandulaire et ciliée, qui commence déjà dans le bulbe buccal, et une gouttière ventrale plus étroite, ciliée et muqueuse, du moins au début de son parcours. L'œsophage subit une torsion qui amène la gouttière dorsale du côté ventral et vice versa, puis les deux gouttières perdent leurs caractéristiques histologiques et, dans sa partie postérieure, l'œsophage n'est qu'un tube à l'épithélium plissé; il débouche dans l'estomac près du canal hépatique.

A l'intérieur de l'estomac (fig. 3) le repli principal forme une large saillie centrale aplatie en languette. Il est entouré en arrière d'un sillon bordé par un repli semi-circulaire élargi à gauche et qui s'enfonce ventralement dans une cavité profonde au fond de laquelle débouchent l'œsophage et le canal hépatique. Du côté dorsal une double crête se superpose à ce repli semi-circulaire ventral et se prolonge vers l'avant à gauche; un gros bourrelet vient recouvrir le bouclier cuticulaire qui se trouve à droite en avant du repli principal. La surface dorsale est striée de petits replis transversaux. En arrière, le fond de l'estomac est lisse et se trouve immédiatement derrière les replis circulaires. En avant, le pylore s'ouvre séparément du sac du stylet cristallin, et le seuil qui sépare les deux ouvertures est accentué par une crête en virgule. Il n'y a pas de différence entre les estomacs des trois espèces de *Pachymelania*.

Le début de l'intestin est accolé au sac du stylet cristallin, mais leurs lumières ne communiquent pas. Après avoir contourné le stylet en avant, l'intestin revient faire une boucle au-dessus de l'estomac et repart en avant pour former le rectum.

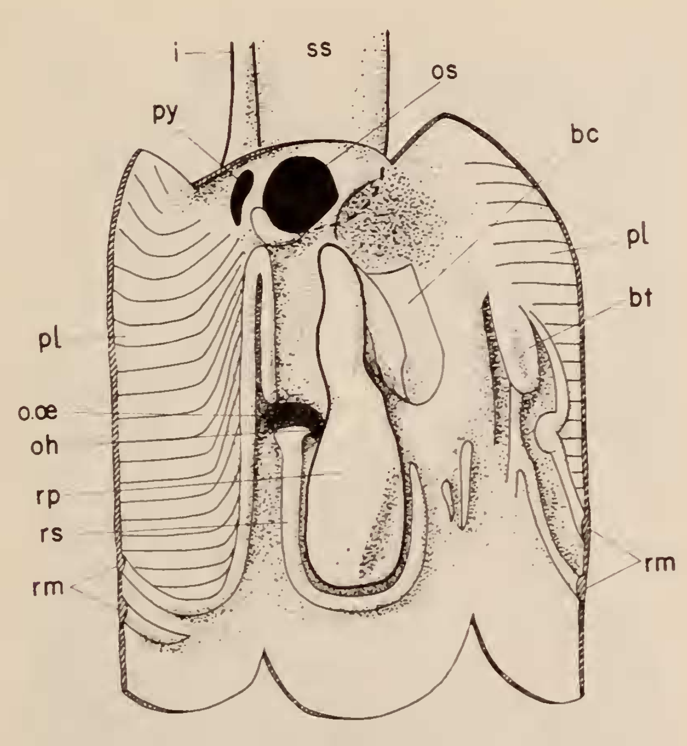


Fig. 3.
Estomac de *Pachymelania fusca* ouvert selon la ligne médio-dorsale, les deux moitiés du plafond rabattues de part et d'autre du plancher.
Abréviations, voir p. 738.

Le bulbe buccal très petit et le bord du manteau frangé semblent indiquer un certain degré d'adaptation à une nutrition par filtration, mais beaucoup moins poussée que, par exemple, chez *Turritella*. On ne trouve pas chez *Pachymelania* de gouttière ciliée à l'intérieur de la cavité palléale telle qu'elle a été décrite chez *Turritella* par Graham (1938), mais à son emplacement l'épithélium est formé de cellules cylindriques élevées, très serrées et ciliées.

Système génital.

La glande génitale recouvre les faces latérale et postérieure de l'hépato-pancréas; elle est plus étendue et plus volumineuse chez le mâle que chez la femelle. Le gonoducte suit la columelle jusqu'à la partie palléale. Cette dernière est constituée chez le mâle par une simple gouttière, ouverte sur toute sa longueur. Elle est entièrement glandulaire, sans séparation entre spermiducte et prostate (fig. 4*A*).

Dans le sexe femelle cette partie palléale est fermée et plus complexe: le conduit principal est un canal aplati formant deux gouttières opposées dont l'une, l'oviducte, est glandulaire sur toute

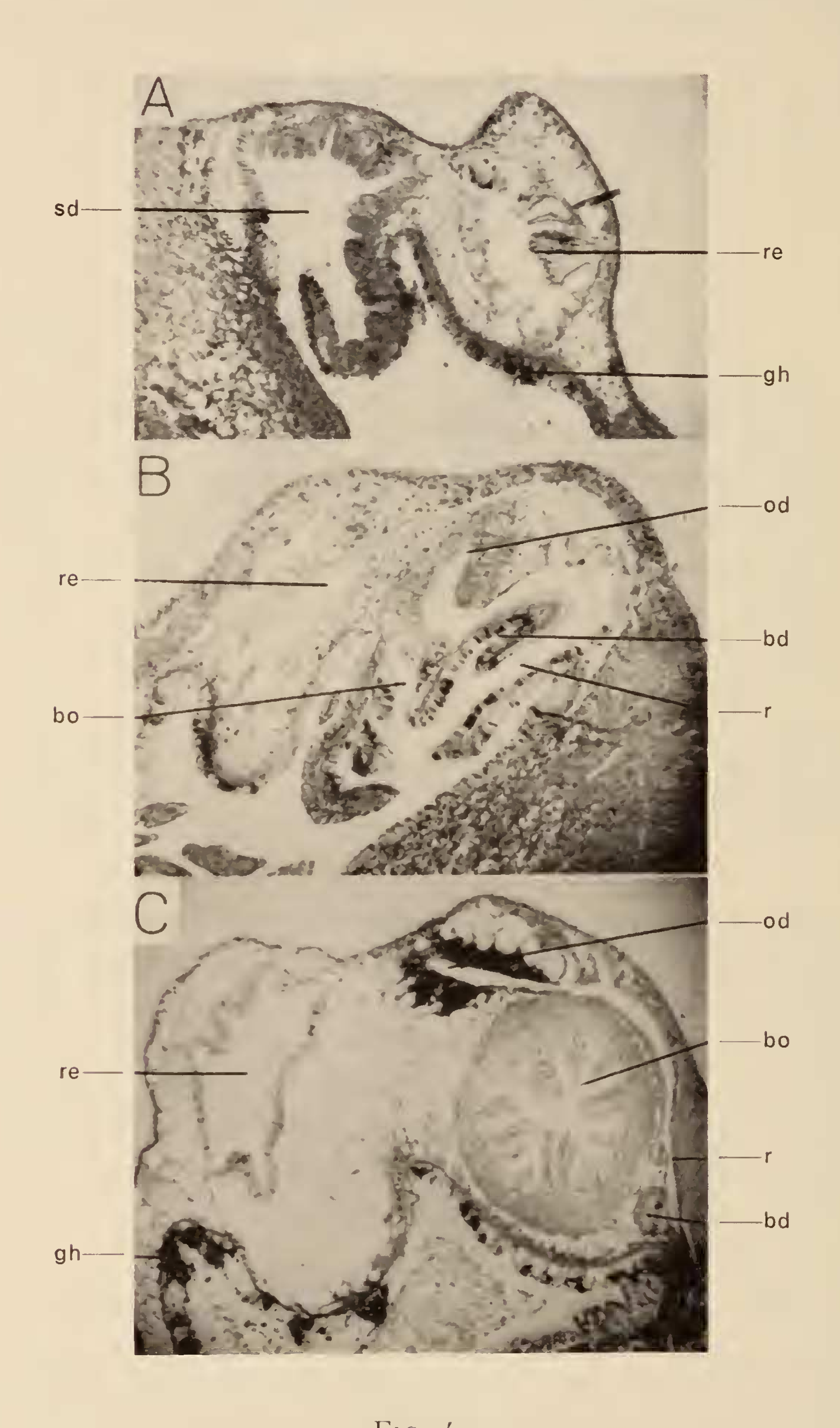


Fig. 4.

Coupes du système génital palléal de *Pachymelania aurita*.
A, chez le ♂; B, au niveau de l'ouverture chez la ♀; C, à mi-longueur chez la ♀.
Abréviations, voir p. 738.

sa longueur tandis que l'autre contient, dans sa partie supérieure, des spermatozoïdes orientés et sert donc de réceptacle séminal. Un diverticule, qui semble être la bourse copulatrice, prend naissance près de l'ouverture de l'oviducte. C'est une poche allongée à l'épithélium cylindrique cilié, fortement plissé et entouré d'une couche musculaire. Chez *P. aurita* (fig. 4*B* et *C*) cette poche émet dès son origine un diverticule beaucoup plus étroit qui la double sur la plus grande partie de sa longueur; il est uniquement glandulaire, ne contient pas de sperme et n'a pas de paroi musculaire. Cette dernière partie, dont je ne saisis pas la fonction, n'existe pas chez *P. fusca* ni chez *P. byronensis*. Dans ces deux espèces l'oviducte est mieux séparé du réceptacle séminal que chez *P. aurita*, par un repli longitudinal du canal.

A l'extérieur, l'oviducte est prolongé, sur le côté droit du pied, par un sillon profond, dépigmenté, à épithélium cilié et muqueux, aboutissant à une fossette profonde et fortement plissée. C'est la disposition caractéristique des Mélaniens ovipares (Morrison 1952 et 1954).

Système nerveux.

Le système nerveux ressemble beaucoup à celui décrit par Bouvier (1887) chez « *Melania costata* ». La partie péri-œsophagienne est relativement condensée, les connectifs sont courts et gros. Le ganglion sub-intestinal est accolé au ganglion palléal gauche. La disposition des nerfs palléaux est dialyneure: l'anastomose entre les deux nerfs palléaux du côté droit se fait assez loin des centres, dans l'épaisseur des tissus. A gauche, le ganglion sus-intestinal se trouve à fleur des tissus, au bord du manteau. La commissure viscérale est très longue, le ganglion viscéral ne se trouvant qu'à l'extrémité de la cavité palléale. Les statocystes sont gros, situés contre la face postérieure des ganglions pédieux et contiennent une trentaine de statocones prismatiques. Les nerfs sont les mêmes que ceux décrits par Bouvier pour *Melania costata.*

Genre Potadoma

Ce genre fait partie des *Melanatriinae* selon Thiele, des *Pleurocerinae* selon Morrison.

J'ai examiné les espèces *P. freethi* (Gray), type du genre, *P. vogelii* Binder et *P. rahmi* Binder. L'anatomie des trois espèces est identique.

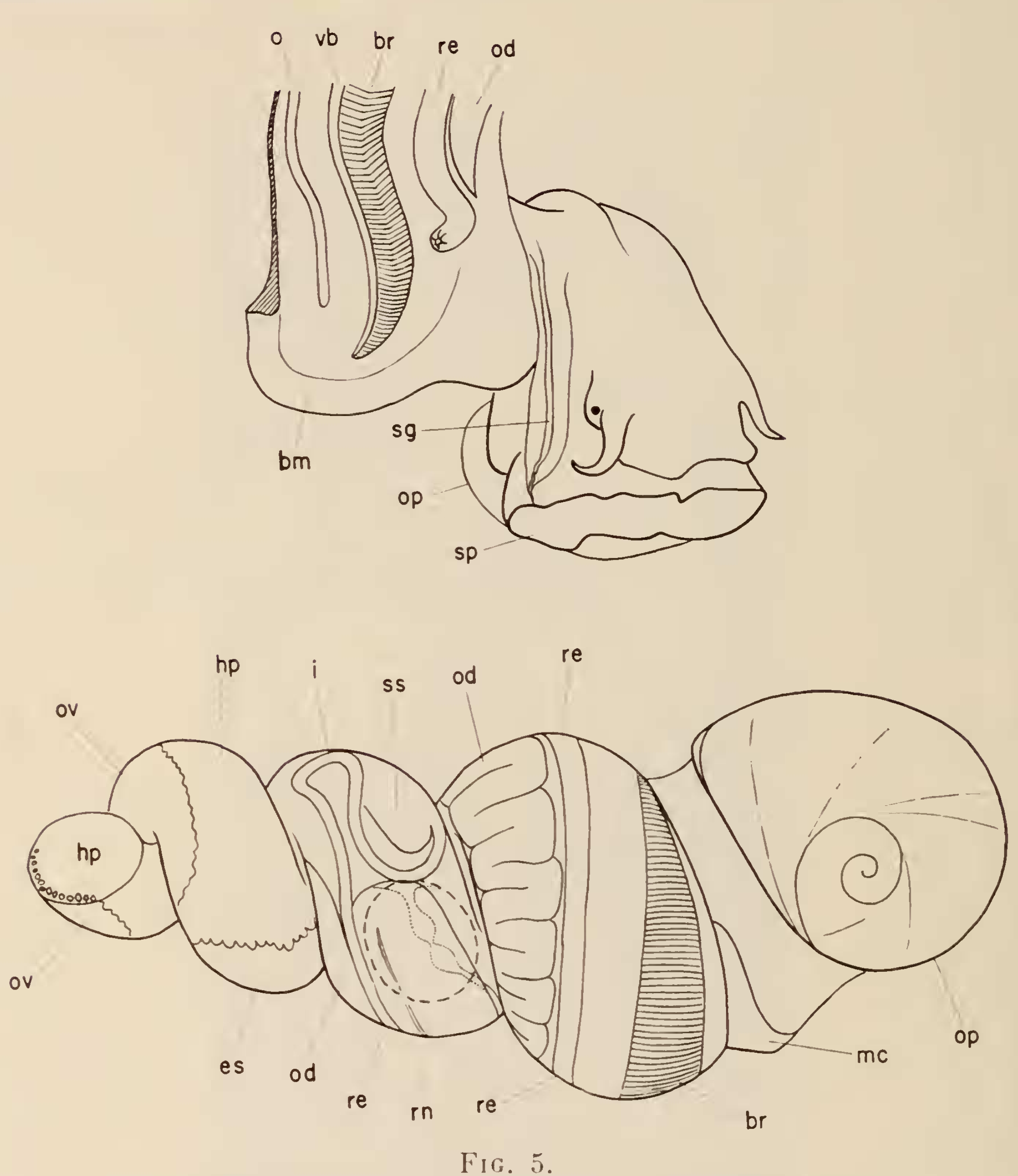


Fig. 5.
Disposition des principaux organes chez *Potadoma vogelii*.
Abréviations, voir p. 738.

L'animal est noir ou gris foncé. La tête est grosse, avec un mufle carré. Le pied ne présente pas de sillon transversal antérieur.

Organes palléaux.

Le bord du manteau est lisse, sans aucune frange, et fait le tour du pied. La branchie n'occupe que la moitié, en largeur, de la

surface dorsale à gauche du rectum, mais ses lamelles sont bien développées, en forme de triangles équilatéraux. Chaque lamelle porte sur ses deux faces une bande ciliée longeant son bord gauche. En arrière la branchie se rétrécit progressivement et se termine à côté du rein. L'osphradium est simple et occupe un demi-tour de

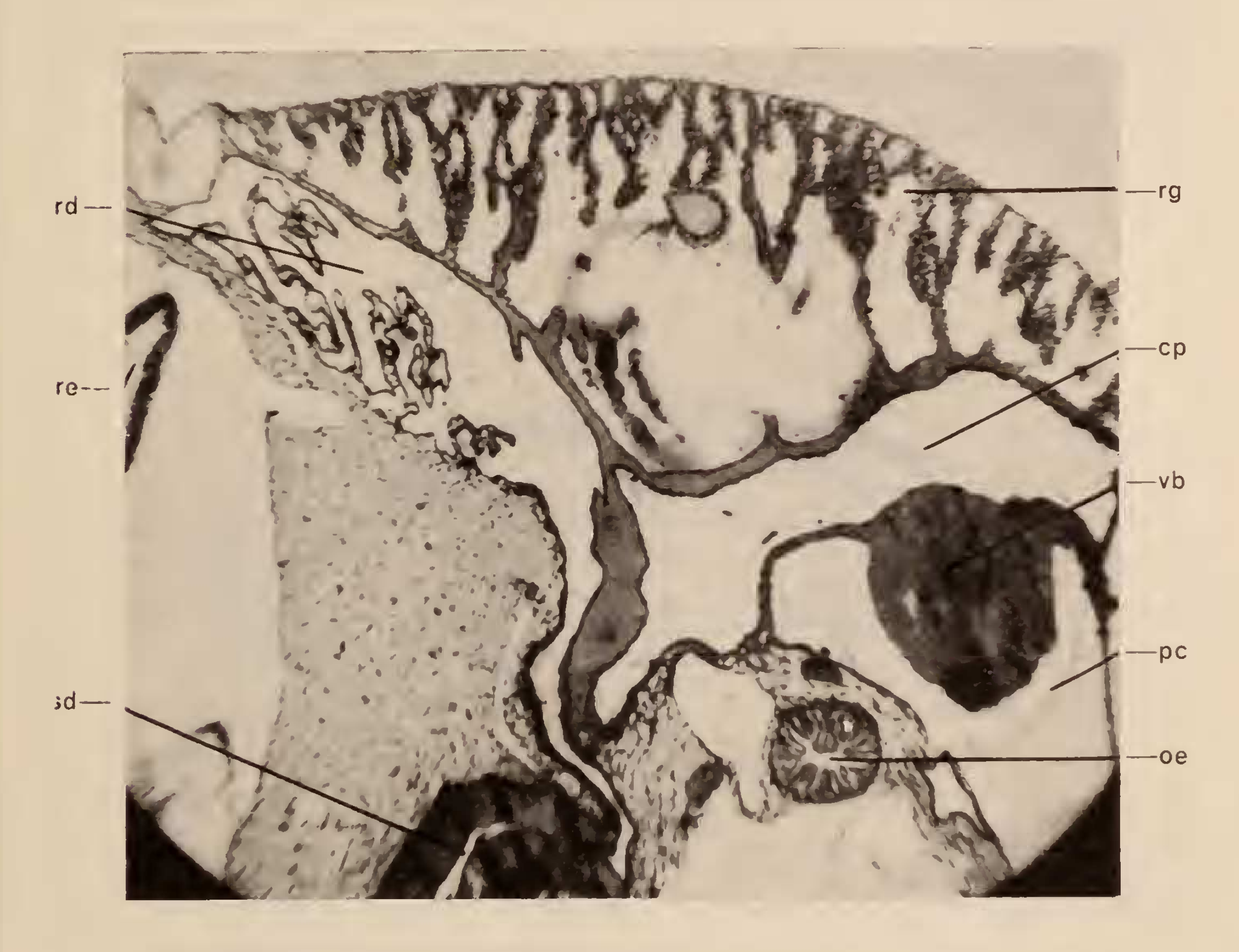


Fig. 6.
Coupe de *Potadoma vogelii* au niveau du rein.
Abréviations, voir p. 738.

spire. La glande hypobranchiale n'a rien de remarquable. La partie libre de la surface palléale n'est pas particulièrement vascularisée et la seule veine arrivant à l'oreillette est la veine branchiale, sans ramification. La cavité branchiale se rétrécit mais se prolonge sous le rein, le long du péricarde et jusqu'au contact de l'estomac.

Le rein est placé entièrement à gauche du rectum. Il s'étale en surface en forme de languette, recouvrant une partie du péricarde, et s'enfonce en coin entre le rectum et la cavité palléale. Il débouche à la hauteur de l'extrémité de la branchie (fig. 6 et 7). Les deux

parties distinctes qui, chez *Pachymelania*, se trouvent de part et d'autre du rectum, sont ici du même côté. Le rectum passe entre le rein et l'oviducte ou le spermiducte palléal.

Tube digestif.

Le bulbe buccal est volumineux, remplissant tout le mufle. La radula est forte, très longue, et le sac radulaire est pelotonné autour de l'œsophage, en arrière du bulbe. Les glandes salivaires forment une masse compacte accolée au bulbe.

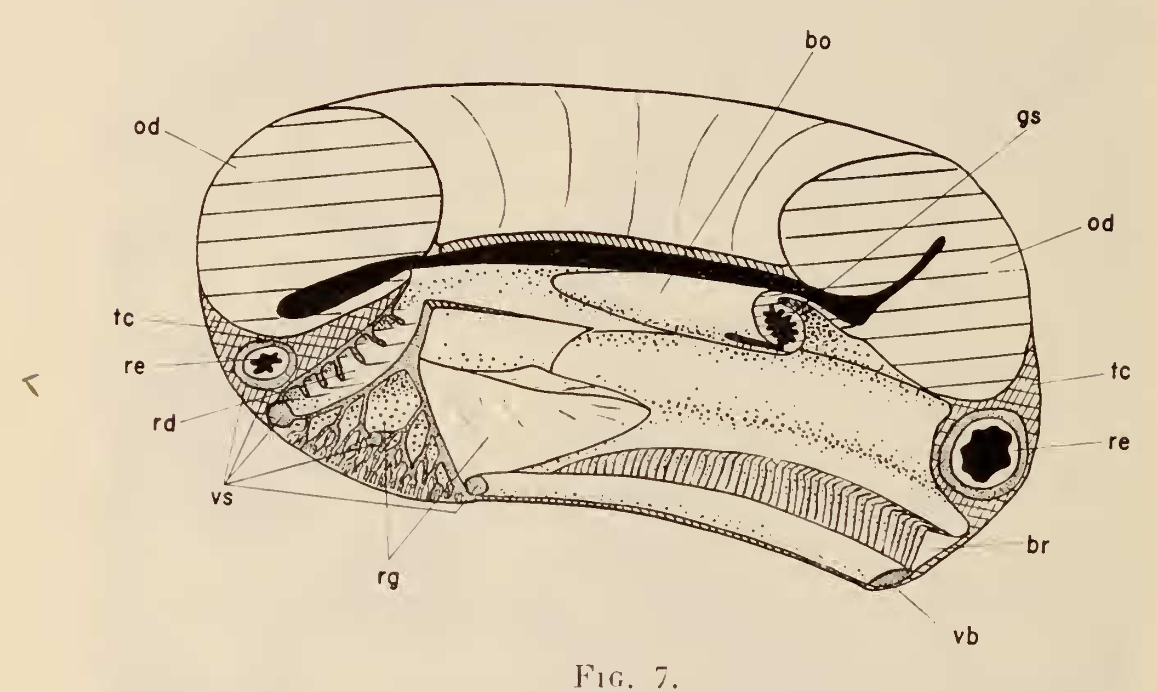


Fig. 7.

Les organes palléaux de *Potadoma vogelii*, vus par la face ventrale, sur un quart de tour à la hauteur de la bourse copulatrice. Les surfaces de section sont hachurées ou quadrillées.

Abréviations, voir p. 738.

L'œsophage, au sortir du bulbe buccal, est divisé en deux gouttières presque entièrement séparées, dont seule la dorsale est ciliée et muqueuse. Par suite de la torsion de l'œsophage, cette gouttière devient ventrale; elle diminue progressivement d'importance tout en perdant ses caractères et, en même temps, le reste de l'œsophage forme des villosités longitudinales sur tout son pourtour.

L'estomac est allongé et forme à sa partie postérieure une poche aux parois lisses et minces. A l'intérieur (fig. 8), le repli principal est formé de deux parties: une languette qui isole le bouclier cuticulaire de l'orifice œsophagien, et une partie godronnée et frisée d'un aspect très curieux, mais dont l'épithélium ne diffère pas de

celui du reste de l'estomac. La fin du repli principal est en continuité avec le repli semi-circulaire qui l'entoure en arrière. Sur la face dorsale un gros repli vient recouvrir le bouclier, et deux crêtes moins larges s'incurvent l'une vers l'avant, au-dessus de l'œsophage, l'autre en arrière, entourant le fond de l'estomac. La paroi dorsale est striée de petits replis transversaux. L'œsophage et le canal hépatique débouchent en avant du repli semi-circulaire ventral. Le sac du stylet cristallin communique, dès son orifice et sur toute sa longueur, avec le début de l'intestin. Celui-ci revient en arrière former une boucle avant de longer le rein puis la cavité palléale. La fin du rectum, sur un millimètre, est détachée du manteau.

Système génital.

Chez le mâle, le testicule est une glande formée de tubes juxtaposés, perpendiculaires à la surface du corps; il occupe les faces postérieure et externe des derniers tours de spire. Le spermiducte supérieur suit la columelle; il ne présente pas, du moins sur mon matériel, de renflement ni de diverticules jouant le rôle de vésicule séminale. Le spermiducte palléal est une gouttière simple, à parois épaisses et glandulaires, qui longe la cavité palléale. Dans sa partie postérieure, là où la cavité palléale remonte à gauche du rein, le spermiducte, étant à droite, communique alors avec la partie non vacuolisée du rein (fig. 6). Au-dessus du niveau du cœur, il est fermé et détaché du rein, se terminant en pointe pour recevoir le spermiducte supérieur à son extrémité.

L'appareil femelle est comparable à celui du mâle. L'ovaire est petit, tapissant la surface postérieure de l'hépato-pancréas d'une couche d'acini. L'oviducte supérieur est direct, longeant la columelle et arrive dans l'oviducte palléal un peu en avant de son extrémité. La partie palléale forme deux gouttières, l'oviducte et le réceptacle séminal. La partie oviducale est très épaisse, glandulaire, régulièrement godronnée. Comme le spermiducte, elle communique avec le rein dans sa partie supérieure, puis s'en détache. La gouttière collectrice du sperme est portée par un prolongement de la lèvre gauche de l'oviducte. Elle est profonde, ciliée, garnie de villosités longitudinales et entourée d'une couche musculaire. Sa face externe tournée vers l'oviducte est fortement ciliée et creusée de trois ou quatre rides longitudinales qui sont toujours présentes,

mais dont le rôle m'échappe. Cette gouttière n'est pas d'un calibre uniforme mais atteint son plus grand diamètre vers le milieu de sa longueur. Elle est fermée à partir d'environ un millimètre de son

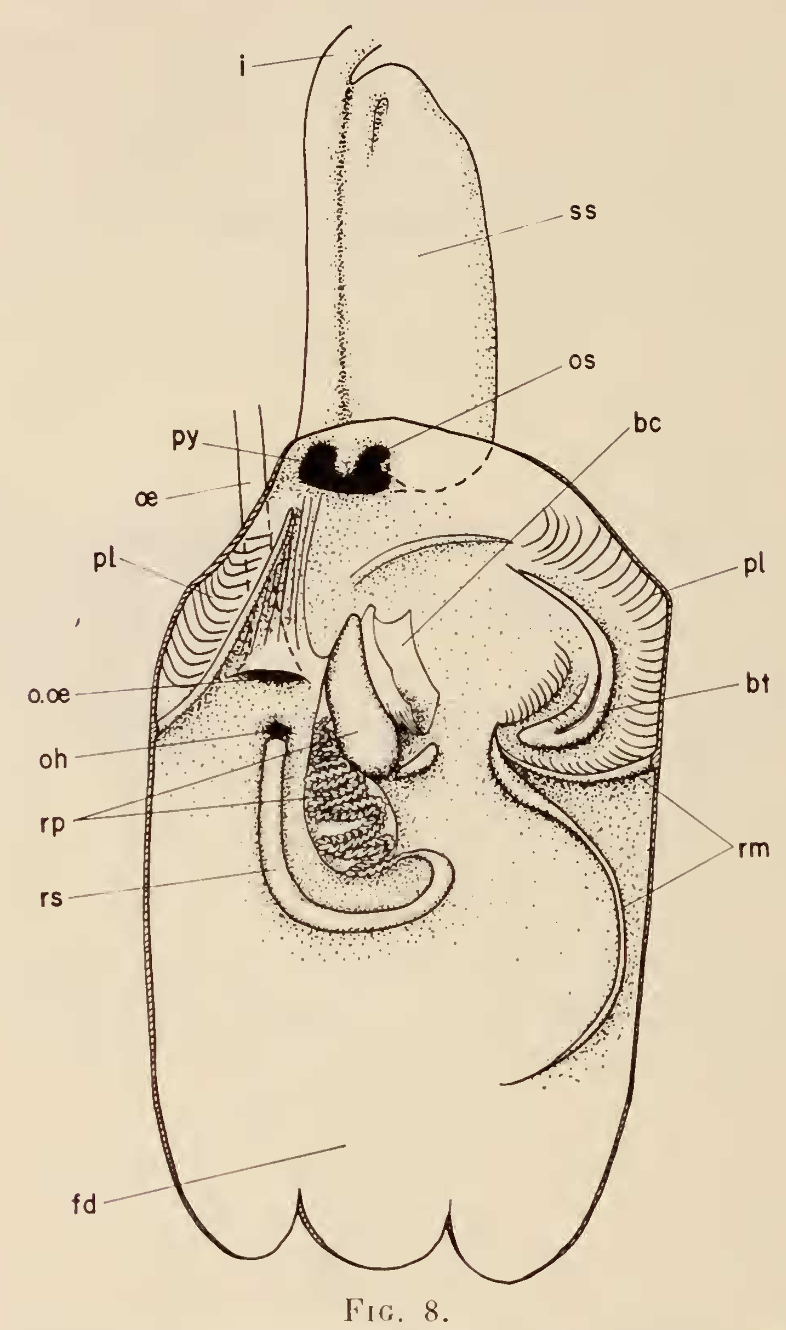


Fig. 8.

Estomac de *Potadoma vogelii* ouvert selon la ligne médio-dorsale.

Abréviations, voir p. 738.

extrémité postérieure et se termine en pointe, un peu plus haut que la branchie, sous le rein (fig. 7, *bo*). Le sperme est accumulé dans cette dernière partie seulement. Il n'est pas orienté; il s'agit donc plutôt d'une « bourse copulatrice » pour employer le terme consacré, bien qu'il n'y ait pas copulation réelle, faute de pénis chez le mâle.

Sur le pied, à l'extérieur du manteau, l'oviducte est prolongé, chez la femelle, par un sillon large et peu profond, qui n'aboutit pas à une cavité mais se prolonge jusqu'au bord du pied (fig. 5*a*). L'épithélium qui le tapisse est cilié, plissé et un peu plus élevé que celui du reste du pied. Il s'agit peut-être d'une formation transitoire.

Système nerveux.

Dans les grandes lignes, le système nerveux est disposé comme chez *Melania costata* (Bouvier 1887). La partie antérieure est beaucoup plus condensée, les trois ganglions de chaque côté de l'œsophage se touchent presque, mais ce sont les commissures cervicale et pédieuse qui sont relativement longues, en conséquence de la grosseur du tube digestif chez ce genre. Le ganglion sous-intestinal est accolé au ganglion palléal gauche, et le sus-intestinal est enfoncé dans les tissus, sous le bord de la cavité palléale. La dialyneurie est très accentuée, l'anastomose des nerfs palléaux droits se faisant très loin des ganglions. La commissure viscérale est très longue : le ganglion viscéral, bifurqué, se trouve à la hauteur du péricarde.

Les statocystes, volumineux, sont en partie enfoncés dans les ganglions pédieux. Ils contiennent trente à quarante petits statocones prismatiques.

Genre Cleopatra

Cleopatra est classée par la plupart des auteurs parmi les *Melanatriinae*, d'ailleurs à titre provisoire.

J'ai étudié *Cleopatra bulimoides* (Olivier), espèce type du genre.

L'animal, strié transversalement de fines lignes noires, est pâle ; la tête porte un mufle court, les tentacules sont courts et coniques, avec l'œil près de la base. Le pied présente, en avant, un sillon muqueux transversal, logé dans un bourrelet au-dessus de la sole de reptation.

Organes palléaux.

Le bord du manteau est lisse et fait le tour du corps. La cavité palléale occupe environ trois quarts de tour. La branchie tapisse toute la surface dorsale libre à gauche du rectum ; ses feuillets ne sont pas très élevés, mais prolongés par un filament, parcouru sur les deux faces par une bande ciliée, en continuité avec leur côté

gauche. En arrière, la branchie s'infléchit pour passer à gauche du rein et se termine en pointe à l'entrée du péricarde. L'osphradium est simple mais long et atteint presque le niveau du rein en arrière. La glande hypobranchiale est peu développée.

Le rein a une forme quadrangulaire; il recouvre en partie le péricarde. Le passage du rectum le divise en deux zones histologiquement différentes, comme chez *Pachymelania*. En arrière, il remonte le long du sac du stylet cristallin et recouvre une partie de la boucle intestinale (fig. 9).

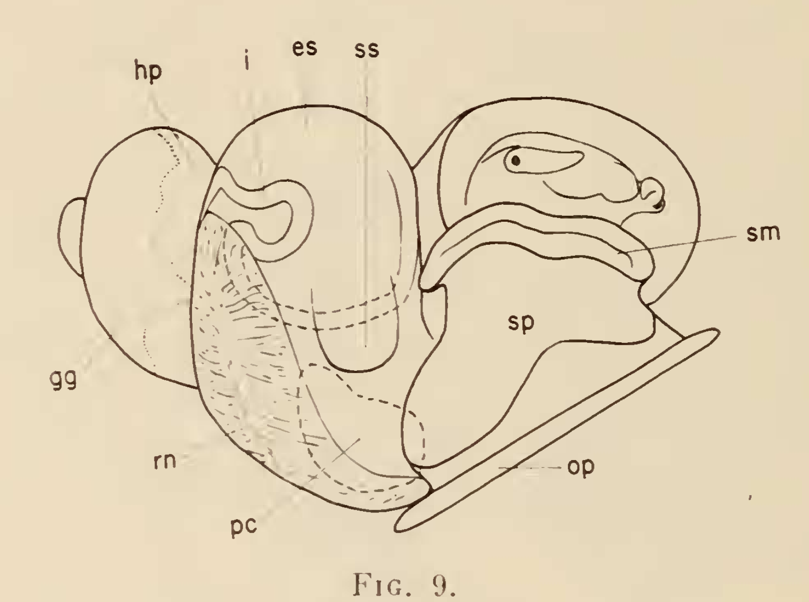


Fig. 9.
Disposition des organes chez *Cleopatra bulimoides*.
Abréviations, voir p. 738.

Système digestif.

Le bulbe buccal est volumineux, il occupe toute la tête jusqu'en arrière des tentacules; il est pointu en avant, où se trouvent les mâchoires. La radula a été décrite par Pilsbry et Bequaert (1927). L'œsophage est divisé en deux gouttières longitudinales immédiatement en arrière du bulbe mais se transforme rapidement en un tube entouré de villosités, sans zones différenciées.

L'estomac est relativement court. Du côté central, le repli principal est déprimé le long de sa ligne médiane; il est entouré d'une crête semi-circulaire dédoublée à droite. Le plafond est régulièrement strié transversalement. Le repli marginal longe tout le côté gauche et contourne l'arrière, où il est doublé d'un second repli. Un bourrelet recouvre le bouclier cuticulaire, en avant La chambre antérieure, tapissée par le bouclier, est large et renflée. Le canal

hépatique débouche ventralement devant l'extrémité de la crête semi-circulaire, à gauche du repli principal; l'orifice de l'œsophage se trouve un peu plus à gauche. Le sac du stylet, court et épais, débouche largement dans la chambre antérieure et le pylore s'ouvre nettement plus à gauche. Dès le pylore, l'intestin chemine à une

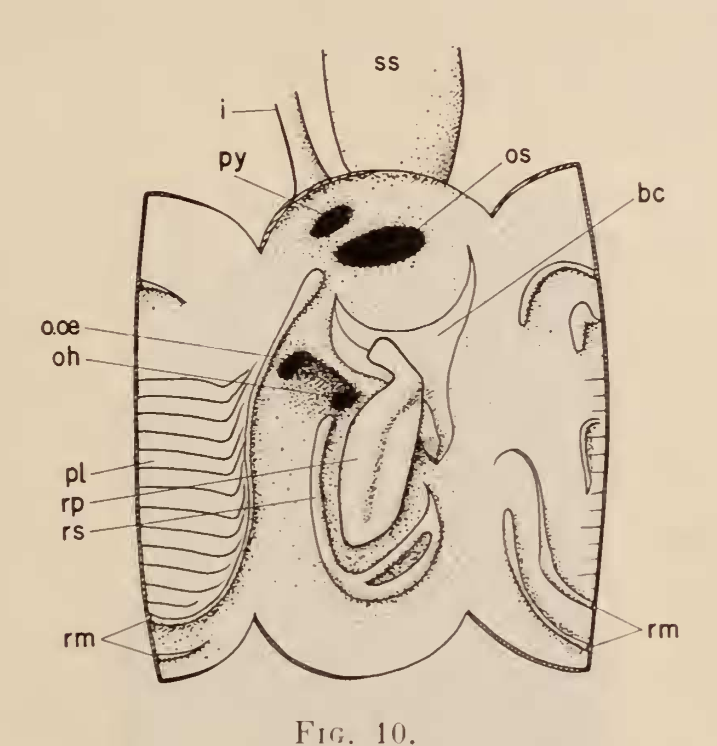


Fig. 10.
Estomac, ouvert dorsalement, de *Cleopatra bulimoides*.
Abréviations, voir p. 738.

certaine distance du sac du stylet; il passe sous celui-ci avant d'atteindre son extrémité pour former la bouche habituelle et repartir en avant, devenant le rectum.

Système génital.

La glande génitale recouvre la face externe du dernier tour de l'hépato-pancréas. Le gonoducte est direct et suit la columelle. Dans le sexe mâle, le spermiducte palléal est un tube fermé, simple. Chez la femelle, l'oviducte palléal est fermé, formant un tube dont la lumière, en forme de fer à cheval, est constituée par deux gouttières; celle de gauche est glandulaire et ciliée, celle de droite ciliée seulement (fig. 11). L'oviducte débouche dans la cavité palléale par une longue ouverture oblique. A partir de son extrémité distale, il donne naissance à un diverticule oblong qui longe la partie principale sur presque toute sa longueur. La situation des spermatozoïdes permet

d'identifier le réceptacle séminal; par analogie avec *Pachymelania*, je suppose que ce sont l'oviducte proprement dit et le réceptacle séminal qui communiquent, et la bourse copulatrice qui est séparée du reste, mais cette dernière est très simple, sans villosités et sans couche musculaire. Sur le pied, à l'extérieur, on ne distingue pas de sillon prolongeant les voies génitales chez la femelle, mais il y a, au même endroit que chez *Pachymelania*, une fossette profonde tapissée de cellules muqueuses.

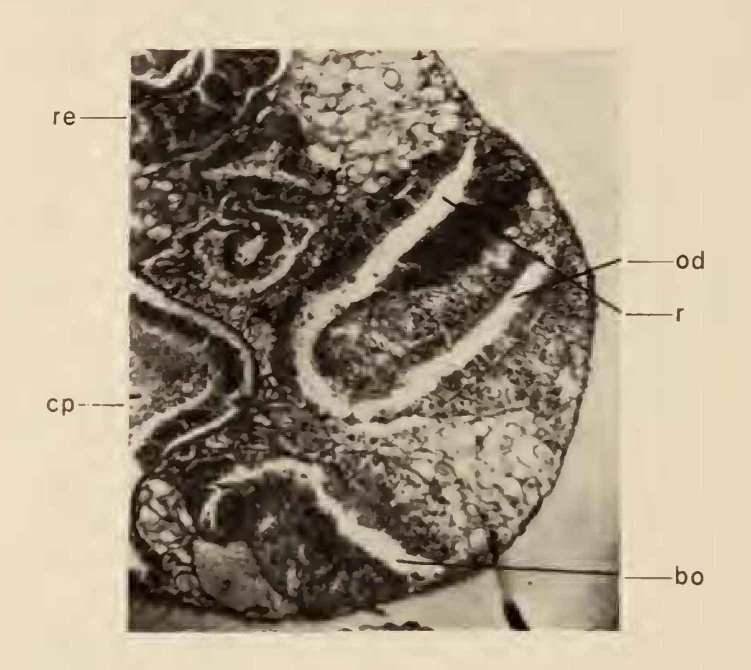


Fig. 11.
Coupe du système génital de *Cleopatra bulimoides*.
Abréviations, voir p. 738.

Système nerveux.

Le système nerveux est dialyneure. Le ganglion sous-intestinal est accolé au ganglion palléal gauche. Les statocystes, en arrière des ganglions pédieux, contiennent de nombreux petits cristaux inégaux et irréguliers, extrêmement brillants.

Discussion

Les trois genres étudiés font partie, selon Thiele, de trois sous-familles différentes des *Melaniidae*. Etant ovipares, ils seraient classés tous trois parmi les *Pleurocinae* par Morrison. Ils se ressemblent dans les grandes lignes de leur organisation et se différen-

cient par une série de détails dont il est permis de penser, par conséquent, qu'ils sont moins fondamentaux.

C'est le genre *Potadoma* qui se singularise le plus: par la forme de ses lamelles branchiales triangulaires, sans filament; par la position du rein entièrement à gauche du rectum; par son estomac prolongé en arrière par une longue poche à parois lisses et dont le repli principal présente un aspect godronné inconnu ailleurs, jusqu'à présent; enfin par son oviducte palléal en forme de gouttière ouverte.

Pachymelania est le seul, des trois genres étudiés, à présenter des franges sur le bord du manteau et un bulbe buccal relativement petit avec une radula faible. *Cleopatra* se distingue par le sillon transversal à l'avant du pied. Les rapports du sac du stylet cristallin avec le début de l'intestin sont différents dans les trois genres, ainsi que les détails des replis marginaux de l'estomac. Dans les deux genres à oviducte palléal fermé, la structure de la bourse copulatrice et la disposition des conduits varient selon le genre et même selon l'espèce. Au point de vue de leur distribution géographique, *Pachymelania* est limitée au littoral ouest-africain, *Potadoma* à la forêt dense du bassin ouest-africain, tandis que *Cleopatra* se trouve dans toute la région éthiopienne et la vallée du Nil.

Mélaniens et familles voisines ont évolué dans plusieurs directions en ce qui concerne chacun de leurs organes ou appareils, mais les subdivisions que l'on peut établir à différents points de vue coïncident rarement.

Si on considère le mode de reproduction, *Melanopsis* et *Fagotia* sont ovipares, à gros œufs et à oviposteur, tandis que la plupart des Mélaniens, tout en étant ovipares aussi, sont moins spécialisés et n'ont pas d'oviposteur. Les *Tiphobia* sont ovo-vivipares, avec un utérus palléal chez la femelle et un pénis chez le mâle; les *Melania*, *Mélanoïdes*, *Tanganicia* sont vivipares, avec une poche incubatrice dans le pied, et souvent parthénogénétiques. Parmi les familles marines, ce sont les *Modulidae* qui se reproduisent commes les *Melanopsis* et les *Planaxidae* qui sont vivipares (Morrison 1952-1954). Leur anatomie est mal connue, mais le système nerveux de *Planaxis*, avec ses ganglions pédieux adventices qu'on ne trouve pas chez les Mélaniens, se rapproche beaucoup de celui des *Littorinidae*; c'est pourquoi je ne suis pas convaincu de la parenté entre *Planaxis* et *Melania*. Quant à la situation des *Modulidae*, elle devra être

éclaircie par une étude anatomique. Les *Cerithiidae* et les *Potamididae*, comme la plupart des Mélaniens, sont bisexués et ovipares, à petits œufs et sans oviposteur bien développé. On pourrait les considérer comme les plus primitifs, mais ils ne le sont pas toujours à d'autres points de vue.

En ce qui concerne le système nerveux, la plupart des genres présentent la disposition dialyneure, primitive. La zygoneurie existe d'une part chez *Melanopsis* et *Fagotia*, qui constituent un petit groupe bien distinct par leur mode de reproduction et leur répartition géographique, étant les seuls Mélaniens d'Europe. La zygoneurie apparaît, d'autre part, dans une partie de la famille des *Potamididae*: chez certains *Potamides*, chez *Telescopium* et chez *Cerithidea* (Bouvier 1887, Risbec 1943). Ces derniers genres sont ceux qui présentent aussi une adaptation, à des degrés divers, à la vie terrestre et à la respiration pulmonaire. *Tympanotonus*, classé dans cette famille avec assez de raison, ne présente cependant ni l'un ni l'autre de ces deux caractères.

Les *Potamididae* possèdent en commun la tendance à s'adapter à la vie en eau saumâtre, mais cette adaptation existe aussi chez *Pachymelania* (un *Melaniinae* selon Fischer et Crosse, un *Pleurocerinae* selon Morrison) et chez *Faunus* (un *Melanopsidae*). L'étude anatomique de *Pachymelania* montre une telle ressemblance avec *Tympanotonus* qu'il est difficile d'admettre que ce sont deux espèces convergentes, provenant d'origines éloignées, l'une marine et l'autre d'eau douce. Il faut les considérer comme des formes de passage qui établissent un lien entre les deux catégories séparées arbitrairement.

Le tube digestif n'est bien connu que dans un petit nombre de genres. Il comporte un jabot chez les *Melanopsidae* (Soos 1936, 1937), chez *Cerithidea decollata* (Graham 1939), et chez *Doryssa*, qui est un *Melanatriinae* pour Thiele et un *Pleurocerinae* pour Morrison. *Tiphobia* et *Tanganyicia* ont un œsophage étroit (Moore 1899), de même que les trois genres examinés ici. *Cerithiidae* et *Potamididae*, également, sont sans jabot.

L'estomac est assez variable et caractéristique. La forme du repli principal, ventral, est semblable chez *Paludomus* (Seshaiya 1939), chez *Pachymelania* et chez *Tympanotonus* (Johansson 1956); chez *Cleopatra* il est relativement plus petit et d'une forme un peu différente; celui de *Potadoma* est tout à fait remarquable et doit

correspondre à une fonction précise [1]. Les replis marginaux de l'estomac sont semblables dans les trois espèces de *Pachymelania* et il en est de même pour les trois espèces de *Potadoma* étudiées. On peut en déduire qu'ils sont sans doute caractéristiques de chaque genre. En arrière, le fond de l'estomac forme une poche à parois lisses chez *Potadoma* et chez *Cerithium*, tandis qu'il se trouve juste en arrière du repli semi-circulaire chez *Pachymelania*, *Cleopatra*, *Paludomus* et *Tympanotonus*.

Le sac du stylet cristallin et le début de l'intestin peuvent être réunis ou séparés, ou présenter des dispositions intermédiaires. Ils sont séparés chez *Cleopatra*, *Tiphobia* et *Tanganyicia*, accolés chez *Pachymelania*, ont une ouverture commune chez *Tympanotonus*, communiquent largement chez *Potadoma*. Chez *Cerithium vulgatum*, type du genre, ils sont séparés d'après SUNDERBRINK (1929), mais fusionnés chez d'autres espèces de *Cerithium* (?) d'après RISBEC (1943). La même différence existe entre deux espèces de *Fagotia*, d'après SOOS (1937). Il semble donc qu'il ne faille pas accorder trop d'importance à ce détail.

La grosseur relative du bulbe buccal varie dans un même genre, *Cerithium*, par exemple; elle est difficile à apprécier et donc de peu d'utilité. Quant à la radula, elle peut être précieuse pour distinguer deux espèces semblables et elle a parfois des traits caractéristiques d'un genre. Certaines particularités semblent correspondre à des familles ou sous-familles, comme la forme de la dent centrale chez les *Melanatriidae* ou celle de la latérale chez les *Potamididae*, mais le cas est rare. Par contre, il est difficile d'admettre une famille fondée, par exemple, sur « le bord postérieur de la dent médiane arrondi, la dent latérale en losange avec l'angle externe un peu étiré et les pointes de la deuxième marginale moins nombreuses que celles de la première (TROSCHEL 1856-63, p. 109, « Ancyloti » = *Pleuroceridae*).

Le bord du manteau est frangé chez les animaux qui vivent dans la vase ou dans le sable: *Pachymelania*, *Paludomus*, *Tympanotonus*, *Cerithium*, *Planaxis*. Ce dispositif coïncide avec une réduction du bulbe buccal, adaptation à une nourriture microscopique. Cependant *Tiphobia* et *Tanganyicia* (MOORE 1899) ont un bulbe buccal

---

[1] MOORE (1898) a disséqué l'estomac de *Tiphobia* et de genres voisins, mais il est malheureusement difficile d'interpréter ses figures.

très faible, quoique le bord du manteau soit lisse. Les genres à bulbe buccal bien développé n'ont pas de franges palléales: *Cleopatra*, *Potadoma*, *Melanopsis* (Sunderbrink 1929), *Fagotia* (Soos 1936). Ces aspects du bord palléal correspondent à des modes de vie différents. Ils représentent un certain degré d'adaptation et doivent pouvoir être utilisés pour distinguer, sinon des familles, du moins des sous-familles.

Le développement ou la réduction de la branchie et l'apparition d'un poumon palléal sont l'expression du mode de vie plus ou moins aquatique ou aérienne de chaque espèce. Beaucoup de Mollusques *Cerithiacea* vivent près de la surface, mais on ne connaît de respiration pulmonaire que chez certains *Potamididae.*

Il existe un œil palléal chez *Cerithidea* (Pelseneer 1896) et chez *Tympanotonus* (Johansson 1956); il serait en relation avec le mode de vie près de la surface de l'eau, comme celui d'*Onchidium.* On ne l'a trouvé que chez les *Potamididae*, où il vient s'ajouter aux autres caractères qui distinguent cette famille.

L'appareil génital n'a pas toujours été étudié avec beaucoup de rigueur par les auteurs qui décrivent l'anatomie d'une espèce, et on ne peut pas être certain qu'il a été bien vu dans toutes ses parties. Les travaux les plus fouillés sont ceux de Johansson traitant de *Cerithium vulgatum* (1953) et de *Tympanotonus fuscatus* (1956). Seshaiya (1934) donne une description détaillée de l'appareil génital de *Paludomus tanschaurica* et, de même, Soos (1936) pour *Fagotia esperi.* Les autres auteurs font des descriptions plus superficielles, dont on peut tirer quelques indications: par exemple, Risbec (1943) décrit, chez des *Cerithium* de Nouvelle-Calédonie, une disposition très différente de celle qui existe chez *Cerithium vulgatum.* Ces quelques données et le présent travail permettent de constater que l'appareil génital, bien qu'il soit relativement primitif, est très varié dans sa partie palléale, surtout, naturellement, chez les femelles. Il dérive toujours d'une ou de plusieurs gouttières qui peuvent rester ouvertes ou avoir formé des tubes, émis des diverticules.

Il est probable qu'une connaissance approfondie de tous les systèmes génitaux du groupe des *Cerithiacea* permettra d'en éclaircir la philogénie. Pour le moment, à défaut de discerner quels sont les types principaux, la description détaillée de cet appareil pourrait déjà servir à caractériser les genres et arriver à un groupement des espèces meilleur qu'à présent.

Conclusion.

Les trois genres de Mélaniens étudiés dans ce travail présentent, soit dans leur appareil digestif, soit dans leur appareil génital, des dispositions qui n'ont pas été décrites chez d'autres Mollusques. Les affinités et les différences qui apparaissent entre eux montrent que leur position relative dans la classification de Fischer et Crosse et dans celle de Thiele n'est pas soutenable. Cela confirme la nécessité de remanier tout ce groupe, en même temps que les familles voisines.

Il serait prématuré de vouloir proposer dès maintenant un nouveau système, étant donné l'état fragmentaire de nos connaissances de l'organisation de ces animaux. La classification de Morrison, d'après le mode de reproduction, restera peut-être utilisable comme base de départ, mais les catégories qui en résultent sont vastes et l'étude, faite ici, de quelques représentants de l'une d'entre elles, montre qu'elles sont loin d'être homogènes.

Ce sont l'appareil digestif et l'appareil génital femelle qui sont les plus complexes et les plus variés. Le premier se prêterait à l'établissement des grandes subdivisions, familles et sous-familles, en considérant d'abord la disposition générale de l'intérieur de l'estomac et le repli principal, en même temps que la présence ou non d'un jabot; puis celle d'un fond d'estomac allongé à parois lisses. Le détail des replis marginaux peut servir à caractériser un genre. Les relations du stylet cristallin avec le pylore ne semble pas avoir beaucoup d'importance.

Les franges du bord du manteau semblent pouvoir caractériser quelques grands groupes. Le système nerveux zygoneure est aussi un caractère important, mais rare, et il existe chez des familles déjà bien distinctes par d'autres caractères connus. La forme des lamelles branchiales peut donner des indications, mais il n'est pas encore possible de dire de quel ordre elles seront. Quant au système génital, il présente un grand intérêt, mais à défaut de pouvoir, pour le moment, établir des homologies certaines entre les constituantes des divers types, il faudra se contenter, au début, de s'en servir pour caractériser les genres.

Les espèces et sous-espèces sont en général distinguées de façon assez satisfaisante par les caractères employés jusqu'à présent.

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT, R. T. 1955. *Anatomy of the Venezuelian Gastropod Doryssa kappleri.* Nautilus 69: 44-46 (pl. IV).

BOUVIER, E. L. 1887. *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* Ann. Sci. nat. Zool. (7) 3: 1-510, pl. I-XIX.

FISCHER, P. et H. CROSSE. 1891-92. *Mission scientifique au Mexique et en Amérique centrale. VII, Mollusques terrestres et fluviatiles,* tome II: 305-371.

GRAHAM, A. 1938. *On a ciliary process of food-collecting in the Gastropod Turritella communis Risso.* Proc. Zool. Soc. London 108 A: 453-463, 3 fig.

— 1939. *On the structure of the alimentary canal of style-bearing Prosobranchs.* Proc. Zool. Soc. London 109 B: 75-112, 10 fig.

HALDEMAN, S. S. 1863. *On Strepomatidae as a name for a family of fluviatile Mollusca, usually confounded with Melania.* Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1863: 273-274.

JOHANSSON, J. 1953. *On the genital organs of some Mesogastropods: Cerithium vulgatum Brug., Triphora perversa (L.) and Melanella (Eulima) intermedia (Cantr.). Contributions to the phylogeny of the pallial gonoducts of the Prosobranchia.* Zool. Bidrag Uppsala 30: 1-23, 10 fig., pl. I.

— 1956. *On the anatomy of Tympanotonus fuscatus (L.) including a survey of the open pallial oviducts of the Cerithiacea.* Atlantide Report n° 4: 149-166, 23 fig., pl. I.

LAMARCK. 1812. *Extrait du cours de Zoologie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris sur les animaux sans vertèbres,* p. 106.

— 1822. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres.* VI, 2e partie, p. 163.

MOORE, J. E. S. 1898. *The Molluscs of the great African lakes. II. The anatomy of the Typhobias, with a description of the new genus (Batanalia).* Quart. Journ. microsc. Sci. (new ser.) 41: 181-204, pl. 11-14.

— 1899*a*. *The Molluscs of the great African lakes. III. Tanganyicia rufifilosa, and the genus Spekia.* Ibid. 42: 155-185, pl. 14-19.

— 1899*b*. *The Molluscs of the great African lakes. IV. Nassopsis and Bythoceras.* Ibid. 42: 187-201, pl. 20, 21.

MORRISON, J. P. E. 1952. *World relations of the Melanians.* Am. Malac. Bull. & Rep. 1951: 6-9.

— 1954. *The relationships of Old and New World Melanians.* Proc. U.S. Nat. Mus. 103: 357-394, pl. 11.

PELSENEER, P. 1896. *« Prosobranches » aériens et Pulmonés branchifères.* Arch. Biol. 14: 351-393, pl. XIV-XVIII.

Pilsbry, H. A. and J. Bequaert. 1927. *The aquatic Molluscs of the Belgian Congo.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 53: 69-659.

Quoy et Gaimard. 1834. *Voyage de découvertes de l'Astrolabe. III. Animaux mollusques*: 140-162, pl. LVI.

Risbec, J. 1943. *Recherches anatomiques sur les Prosobranches de Nouvelle-Calédonie. IV. Cerithidae.* Ann. Sci. Nat. (Zool.) (11) 5: 89-112, 5 pl.

Seshaiya, R. V. 1929. *The stomach of Paludomus tanschaurica (Gmelin).* Rec. Ind. Mus. 31: 7-12, 2 fig.

— 1934. *Anatomy of Paludomus tanschaurica (Gmelin).* Rec. Indian Mus. 36: 185-212, 15 fig.

Soos, L. 1936. *Zur Anatomie der ungarischen Melaniiden. I.* Allattani Közlemények 33: 103-134, 13 fig.

— 1937. *Zur Anatomie der ungarischen Melaniiden. II.* Allattani Közlemények 34: 46-59, 1 fig.

Sunderbrink, O. 1929. *Zur Frage der Verwandtschaft zwischen Melaniiden und Cerithiiden.* Zeitschr. f. Morphol. Ökol. Tiere 14: 261-337, 72 fig.

Thiele, J. 1928-35. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*, I. Gustav Fischer, Jena.

Troschel. 1856-63. *Das Gebiss der Schnecken, zur Begründung einer natürlichen Klassifikation*, I: 108-125, pl. 8-10.